

木本植物非结构性碳水化合物与栓塞修复关系研究进展

李雅欣

浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2022年3月14日; 录用日期: 2022年4月21日; 发布日期: 2022年4月29日

摘要

随着全球气候变暖, 森林植被干旱致死现象频发。干旱引发的水分胁迫会造成植物体内的水分失衡和碳失衡, 对植物各方面生长产生不良影响。非结构性碳水化合物(NSC)作为植物新陈代谢过程中的重要供能物质, 除了缓解碳失衡现象, 在修复木本植物体内因水分失衡产生的木质部栓塞时也有显著效果。本文拟通过NSC的概念、树木干旱致死机理、栓塞修复过程及国内外相关研究, 试图探讨木本植物NSC与木质部栓塞修复关系研究进展, 存在问题及发展趋势。

关键词

非结构性碳水化合物, 水分胁迫, 栓塞修复, 植物抗旱性

Advances in the Relationship between Non-Structural Carbohydrates and Embolism Repair in Woody Plants

Yaxin Li

College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Mar. 14th, 2022; accepted: Apr. 21st, 2022; published: Apr. 29th, 2022

Abstract

With global warming, drought-related mortality of forest vegetation is frequent. Drought-induced water stress can cause water imbalance and carbon imbalance in plants, which adversely affects all aspects of plant growth. Non-structural carbohydrates (NSC), as an important energy supplying

substance in plant metabolism, have significant effects in repairing xylem embolism produced by water imbalance in woody plants, in addition to alleviating carbon imbalance. In this paper, we intend to explore the progress, problems and development trends of the relationship between NSC and xylem embolism repair in woody plants through the concept of NSC, the mechanism of drought lethality in trees, the process of embolism repair and related studies at home and abroad.

Keywords

Nonstructural Carbohydrates, Water Stress, Embolism Repair, Plant Drought Tolerance

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

由于气候变暖,全球降水模式在空间和时间尺度上都在发生巨大的变化[1][2],降水的减少,导致世界性干旱现象频频发生[3]。干旱会显著影响物种的地理分布格局,造成森林生产力的退化,其引起的土壤水分供应变化也会快速改变森林生态系统的群落组成及物种多样性,此外还会在干旱后相当长的时间内对生态系统产生遗留影响[4][5][6][7]。最近的研究表明,几乎每个森林生物群落的植物都生活在其功能水力极限的边缘[8]。轻中度干旱会降低森林生产力,造成森林退化,极端干旱甚至会导致森林死亡。目前,对于干旱导致树木死亡可能机制的讨论,多集中在“水力失衡”和“碳饥饿”假说上[9]。这两个假说可分别从水分关系和碳动态两方面解释树木干旱死亡的生理机制,因此,研究者们也把目光转向了与两者紧密相关的非结构性碳水化合物(NSC)。

NSC作为碳水化合物的一种,包括淀粉、果糖和蔗糖等,是新陈代谢过程中重要的能源物质,在植物代谢、维持细胞膨压、渗透调节和栓塞修复等方面都能发挥作用[10][11]。NSC储存量在种间的差异性被认为是植物的一个抗旱性特征,因为它反映了光合作用和呼吸作用之间的平衡,影响植物生长发育,也反应出植物的生长策略[12][13]。目前许多研究是把NSC作为评价植物碳收支情况的重要衡量指标[14][15],更多的关注其在干旱胁迫下应对碳饥饿过程中起到的作用,而非应对水力失衡过程。目前有研究表明,植物能够在水分运输障碍时主动通过渗透调节和韧皮部中的淀粉卸载进行栓塞修复,提高水分导度来抵抗干旱胁迫[16],这些物质可能来源于韧皮部或薄壁组织细胞中NSC的水解[17]。可见,NSC在栓塞修复过程中可能起到关键作用。本文拟通过NSC的概念、干旱致死机理、栓塞修复的过程及国内外相关研究,试图探讨木本植物NSC与木质部栓塞修复关系的研究进展,存在问题及发展趋势。

2. 非结构性碳水化合物(NSC)

碳水化合物(CHO)是植物光合作用的产物,为植物体的生长、繁殖和正常代谢提供能量,具有极其重要的作用[13]。在植物体内,CHO可以被分为结构性碳水化合物(SC)和非结构性碳水化合物(NSC)两种类型。SC主要参与构建细胞结构和形态,包括纤维素、半纤维素、木质素和果胶等高分子化合物;NSC主要为植物的生长代谢提供能量,其在植物体内的含量变化很大程度上影响植株的生长状况和代谢过程,主要由淀粉、葡萄糖、果糖、蔗糖等可溶性糖组成[18]。

NSC储存量的种间差异被认为是植物在环境压力下生存的一个重要特征,因为它们在一定程度上反映了光合作用(碳吸收)和呼吸作用(碳消耗)之间的平衡,也反映了植物体内各组织器官碳量分配的动态变

化[19]。尽管研究者们付出了大量的努力来研究 NSC 的权衡规律和环境适应性,如植物的生长、呼吸、繁殖和周转,但仍然存在许多悬而未决的问题以及关于 NSC 动态变化的持续争论。

3. 植物干旱致死机理

正常情况下,植物开放气孔吸收 CO₂,通过光合作用把碳固定在体内(碳同化),然后经由呼吸作用维持植物的正常生长和代谢(碳利用),再把部分盈余的 NSC 储存在体内以应对不利条件的发生(碳储存) [20];而气孔开放带来的蒸腾拉力使得水分在蒸腾作用下流经植物体每个器官,保持正常的水分供应。因此,植物的正常生长离不开碳水的协同作用。当植物遭受不同程度的水分胁迫时,生理代谢过程因其不同的敏感性会先后受到影响[21]。水分胁迫发生时,叶片膨压降低,植物生长首先受到抑制[22]。在土壤水势和膨压的影响下,叶片气孔逐渐关闭以减少蒸腾失水,而树木与大气的碳水交换主要过程光合作用和蒸腾作用受到叶片气孔的控制,因此光合作用速率随后降低,最后呼吸作用也受到影响[23] [24]。可见,干旱会同时影响树木的水分关系和碳平衡。

已有研究表明,水力失衡(hydraulic failure)和碳饥饿(carbon starvation)是干旱导致树木死亡的主要生理学机制[9]。水力失衡是指在水分供应不足情况下,高的蒸腾作用导致植物木质部导管发生栓塞,引发水力导度的降低,当导水率下降到一定程度时,树木木质部的水力功能会出现不可逆的功能障碍[25]。碳饥饿是指植物进行光合作用以及自身存储的碳(即 NSC)小于进行呼吸作用、生长和抵抗逆境所需的碳,最终耗尽储存的 NSC 而导致植物死亡[26]。

此后又有研究者对此结论进行修正,除了碳存储被耗尽,也可能是由于 NSC 从叶向利用碳水化合物的器官的转运发生障碍,导致植物局部器官发生碳饥饿,从而导致植株死亡[11]。尽管多年来很多研究尝试验证以上假说,但往往由于植物种类差别、干旱持续时、干旱强度和试验手段的差异导致研究结果并不一致[27] [28] [29]。近年的研究表明,“碳饥饿”现象更容易发生在持续时间长,强度相对较低的干旱事件中;当植物处于高强度干旱胁迫下时,“水力失衡”仍然是树木致死的最主要原因[11] [30]。在 NSC 组分中,既有具储存作用的淀粉,也有可调节渗透压,维持细胞膨胀的可溶性糖,可见 NSC 对于植物的碳利用和水利用都具有重要作用。这里我们仅探讨 NSC 在树木遭受干旱胁迫时的水分关系。

4. 木本植物栓塞修复的相关研究

4.1. 木质部空穴化和栓塞

木本植物具有发达的水分运输系统,吸收到的水分通过木质部,由根、茎、叶依次向上传递,运输到植物体的各组织器官。水分是否能够克服阻力向上连续运输,这对于植物体的生存和生长尤为重要。根据 Dixon 提出的“内聚力-张力”学说,植物体内水分在负压下以水柱的形式在木质部导管中向上运输,张力状态下的水分处于亚稳态;当木质部负压超过一定阈值时,水柱即会断裂,空气会从纹孔膜进入原本充满水的木质部导管中,此时便可观测到一个真空空间填充导管系统并快速扩展的过程,这即为空穴化过程[31] [32],最终气泡逐渐积累,形成栓塞,阻碍水分运输。植物长期处于栓塞状况下,水力导度降低,叶片水势降低,导致气孔关闭,影响光合作用和呼吸作用,最终会限制植物生存生长,导致植株碳水失衡而亡[33] [34]。

4.2. 栓塞修复过程

早期的研究认为,木质部栓塞是少见而不可逆的过程,随后学者们对多个树种、不同季节的木本植物输水结构研究发现,木质部的空穴化和栓塞实属“平常事件”,而且一定程度上的栓塞修复也时常发生[35] [36]。对于栓塞修复的机制,早前人们认为只有当木质部水势为正或略负时,植物中的木质部栓塞

修复才能发生[37]。而随着对栓塞修复过程的研究越来越深入,有更多的证据表明,木质部栓塞也可以在张力下修复[38]。张力下栓塞修复过程包括三个主要步骤。1) 将水输送至再冲水管道; 2) 再冲水管道与功能管道有水力隔离,以确保产生消散或排出空气所需的正压; 3) 再冲水过程完成后解除水力隔离[39]。

Zwieniecki 等人研究发现,在水分运输正常时,导管周围的薄壁细胞会向木质部释放少量的可溶性 NSC,此时这些溶质会在蒸腾作用下向上移动,从而在薄壁细胞中保持住较低的浓度[38]。当发生栓塞时,大量的可溶性 NSC 积累在导管内,不仅会引发栓塞信号,还会通过渗透调节作用,使水从木质部薄壁细胞移向栓塞部位,在管壁上形成水滴[40]。在这个过程中,纹孔起到了隔离再冲水导管和功能导管的作用,从而防止这些水滴被功能性导管吸入。当液滴逐聚集变多时,再冲水导管内压力增加,促使气体变成微小气泡而消散,或通过纹孔进入细胞间隙。随着再冲水导管内的溶质浓度降低到栓塞前水平时,栓塞信号关闭,再冲水过程完成,水力隔离解除[41]。

4.3. 栓塞修复假说

早期的研究认为,短期内木质部水力恢复是由正的根压或茎压促进水分吸收来进行修复的,后来发现根压修复常在草本植物中出现,或存在于冻融诱导的栓塞修复中[42]。这是因为其压力普遍较低,很难修复高大的木本植物栓塞。近年来,越来越多的研究者关注 NSC 对木质部栓塞修复的调控作用。Secchi 等通过抑制韧皮部的代谢活性,减少韧皮部糖积累,导致木质部栓塞的修复过程被延缓,认为木质部导管的栓塞修复与 NSC 含量有重要关系[43]。Tomasella 等(2020)在部分干旱实验中收集了 NSC 动态变化和木质部栓塞程度的耦合数据,发现在水力恢复阶段,木质部栓塞程度与 NSC 含量呈负相关的关系,即栓塞修复程度越高,可溶性糖含量越少[44]。这些研究表明,水力功能恢复的能力很大程度上取决于可溶性糖的可利用性。此时“重新充水”的说法越来越被大众所接受,被认为是木质部栓塞修复的关键机制[16]。“重新充水”是指在靠近木质部或韧皮部的薄壁组织中,淀粉分解成可溶性糖,溶质渗透到发生栓塞的木质部导管中,从而降低木质部渗透势,保持导管内的正压,促进水从周围的活细胞流入木质部[45] [46]。

目前针对新的再冲水过程主要有四种假说,分别是 1) 渗透调节假说:指栓塞导管中溶质浓度(无机离子和淀粉水解产生的糖)的增加将降低栓塞导管的渗透势,这将导致水在正压下流入栓塞导管。2) 反渗透调节假说:指木质部导管周围的活薄壁细胞中的淀粉水解成糖将降低其自身的渗透势,使水沿着水势梯度进入薄壁细胞,导致细胞完全膨胀,从而增加膨胀压力,进而在薄壁细胞的外部组织中产生组织压力。这种组织压力将水从其他活细胞中推出,并在正压下将水推入栓塞的导管,以重新填充它们。3) 韧皮部驱动再充水假说:指当木质部栓塞发生时,从叶片传输到茎部的生长激素信号激活质子泵,从而导致韧皮部中溶质负荷增加,从而增加韧皮部中的压力,这反过来又促使溶质沿着射线薄壁细胞径向移动,进入栓塞的木质部导管,降低水势,促进更多的水进入导管,导致木质部重新充水。4) 韧皮部卸载假说:指在由渗透调节驱动的木质部再充水过程中,木质部薄壁细胞中的淀粉解聚成糖并运输到栓塞导管中,产生再充水所需的渗透驱动力;相反,如果木质部薄壁细胞中的淀粉含量不足,它会将这些薄壁细胞变成非常强大的库,通过射线细胞反馈给韧皮部,促使韧皮部卸载糖。前两种假说侧重于导管和薄壁细胞之间的相互作用,后两种假说则强调了韧皮部通过射线薄壁细胞的溶质运输及其参与渗透调节过程的重要性。上述这些方式都离不开 NSC 的参与,可溶性糖最可能来自于木质部周围薄壁细胞和韧皮部 NSC 的水解。据此,植物栓塞修复能力大小与 NSC 浓度显著相关。

5. NSC 与栓塞修复的关系及研究进展

栓塞修复机制中的再充水过程离不开木质部薄壁细胞中淀粉水解成可溶性糖及韧皮部中的淀粉卸载,而 NSC 在根、茎、叶各部位的储量和 NSC 动态分配与栓塞修复能力的关系还有待进一步研究。Evandro

等人研究了不同水分胁迫强度下麻风树根和叶中有机和无机溶质的积累及其对渗透调节的相对重要性。他们的结果表明麻风树有机溶质中的可溶性糖对根和叶渗透调节的相对贡献最大,且随着水分胁迫程度的加重,可溶性糖的浓度逐渐增加,呈正相关关系[47]。针对干旱引起的 NSC 在植物体内各个器官的分配、利用和运输的变化问题, Henrik 等人持续监测挪威云杉幼树从正常直至死亡的生理功能和碳水关系过程,发现严重干旱下的水力失衡,阻碍了韧皮部的功能和 NSC 转移,在树木死亡时只有地下部分 NSC 耗尽,而地上部分并没有[48]。他们的结果也印证了水分失衡是导致树木死亡的更重要的原因。Kenichi 等人研究对比了木槿和女贞两种植物,也认可了水力破坏是长期干旱下森林死亡的主要原因。他们揭示出木本植物枝条导水率(PLC)和 NSC 含量的变化过程,发现木质部栓塞时,NSC 中的淀粉转化为可溶性糖,这意味着干旱引起的水力破坏及其恢复过程与木质部边材中 PLC 的变化密切相关[49]。Martina 等人运用盆栽控水法连续两年夏季对挪威云杉幼树进行了干旱再循环灌溉,发现水分重新灌溉后,储存在木质部薄壁组织中的 NSC 可以在短期内被动用以维持呼吸和参与木质部运输恢复的过程[50]。Liu 等人用离体松柳枝段评估了皮层光合作用在栓塞修复中的作用,发现皮层光合作用显著促进了树皮和木质部在浸泡过程中的吸水和 NSC 的积累,促进了栓塞导管过程中的再填充和导水率的恢复[51]。这些研究证实了 NSC 可以在渗透调节中诱导栓塞修复,然而具体的修复机制、NSC 的动态变化以及其在碳水关系上的协调还有待继续研究。

6. 结论与展望

本文通过综述了 NSC 概念、干旱致死机理、栓塞修复机制和国内外现有研究,对 NSC 与植物栓塞修复间的关系进行了总结,表明 NSC 含量不仅与以往研究中的植物干旱胁迫下的碳饥饿有紧密联系,在由水分失衡引起的空穴化和栓塞的修复中也起到重要作用,对维持植物新陈代谢、韧皮部运输和防御都有显著影响。

然而仍有许多问题亟待解决,还需进一步研究。首先,碳饥饿和水分失衡不能分开研究,互相的影响很难剔除,无法得知 NSC 到底是在碳恢复还是栓塞修复中发挥了更大的作用。第二,胁迫过程中的各项指标阈值,如可溶性糖和淀粉的生存阈值、生长性呼吸和维持性呼吸的保持范围等,这可以加深我们对 NSC 和植物生存机制的理解。第三,植物体内各器官的 NSC 储备和抗空穴化能力不同,但是局部研究得出的结论无法覆盖整个植物体。因此未来的研究应该从器官到整体,从不同层面上对植物的抗旱能力和修复机制进行合理评估。

参考文献

- [1] Potts, M.D. (2010) Drought in a Bornean Everwet Rain Forest. *Journal of Ecology*, **91**, 467-474. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00779.x>
- [2] Phillips, O.L., Heijden, G., Lewis, S.L., et al. (2010) Drought-Mortality Relationships for Tropical Forests. *New Phytologist*, **187**, 631-646. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x>
- [3] Anderegg, W.R.L., Berry, J.A., Smith, D.D., et al. (2012) The Roles of Hydraulic and Carbon Stress in a Widespread Climate-Induced Forest Die-Off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 233-237. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107891109>
- [4] 周国逸, 李琳, 吴安驰. 气候变暖下干旱对森林生态系统的影响[J]. 南京信息工程大学学报(自然科学版), 2020, 12(1): 81-88.
- [5] Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., et al. (2005) Europe-Wide Reduction in Primary Productivity Caused by the Heat and Drought in 2003. *Nature*, **437**, 529-533. <https://doi.org/10.1038/nature03972>
- [6] Mueller, R.C., Scudder, C.M., Porter, M.E., et al. (2005) Differential Tree Mortality in Response to Severe Drought: Evidence for Long-Term Vegetation Shifts. *Journal of Ecology*, **93**, 1085-1093. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01042.x>
- [7] Anderegg, W., Schwalm, C., Biondi, F., et al. (2015) Pervasive Drought Legacies in Forest Ecosystems and Their Im-

- plications for Carbon Cycle Models. *Science*, **349**, 528-532. <https://doi.org/10.1126/science.aab1833>
- [8] Choat, B., *et al.* (2012) Global Convergence in the Vulnerability of Forests to Drought. *Nature*, **491**, 752-756.
- [9] McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., *et al.* (2010) Mechanisms of Plant Survival and Mortality during Drought: Why Do Some Plants Survive While Others Succumb to Drought? *New Phytologist*, **178**, 719-739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- [10] Hartmann, H. and Trumbore, S. (2016) Understanding the Roles of Nonstructural Carbohydrates in Forest Trees—From What We Can Measure to What We Want to Know. *The New Phytologist*, **211**, 386-403. <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
- [11] Sala, A., Woodruff, D.R. and Meinzer, F.C. (2012) Carbon Dynamics in Trees: Feast or Famine? *Tree Physiology*, **32**, 764-775. <https://doi.org/10.1093/treephys/tp143>
- [12] Dietze, M.C., Sala, A., Carbone, M.S., *et al.* (2014) Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology*, **65**, 667-687. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>
- [13] Chapin, F. (1990) The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **21**, 423-447. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>
- [14] Peili, S., *et al.* (2006) End of Season Carbon Supply Status of Woody Species near the Treeline in Western China. *Basic & Applied Ecology*, **7**, 370-377.
- [15] Shi, P., Hoch, G., *et al.* (2010) A Test of the Growth-Limitation Theory for Alpine Tree Line Formation in Evergreen and Deciduous Taxa of the Eastern Himalayas. *Functional Ecology*, **22**, 213-220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01370.x>
- [16] 金鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题[J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 834-846.
- [17] Canny, M.J. (2010) Transfusion Tissue of Pine Needles as a Site of Retrieval of Solutes from the Transpiration Stream. *New Phytologist*, **123**, 227-232. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03730.x>
- [18] 郑云普, 王贺新, 娄鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1188-1196.
- [19] 陈志成. 不同条件下树木死亡的水力失衡和碳饥饿机制[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- [20] Yin, J., Guo, D., He, S., *et al.* (2009) Non-Structural Carbohydrate, N, and P Allocation Patterns of Two Temperate Tree Species in a Semi-Arid Region of Inner Mongolia. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, **45**, 519-527.
- [21] Li, M.-H., Xiao, W.-F., *et al.* (2008) Nitrogen and Carbon Source-Sink Relationships in Trees at the Himalayan Treelines Compared with Lower Elevations. *Plant, Cell & Environment*, **31**, 1377-1387. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01848.x>
- [22] Jouve, L., Le Thiec, D., Fayyaz, P., *et al.* (2007) Gradual Soil Water Depletion Results in Reversible Changes of Gene Expression, Protein Profiles, Ecophysiology, and Growth Performance in *Populus euphratica*, a Poplar Growing in Arid Regions. *Plant Physiology*, **143**, 876-892. <https://doi.org/10.1104/pp.106.088708>
- [23] Kozłowski, T.T. and Pallardy, S.G. (2002) Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses. *Botanical Review*, **68**, 270-334. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0270:AAAROW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2)
- [24] Körner, C. (2003) Carbon Limitation in Trees. Wiley, Hoboken. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00742.x>
- [25] Hervé, C. (1992) Vulnerability of Several Conifers to Air Embolism. *Tree Physiology*, **11**, 73-83. <https://doi.org/10.1093/treephys/11.1.73>
- [26] McDowell, N.G., Beerling, D.J., Breshears, D.D., *et al.* (2011) The Interdependence of Mechanisms Underlying Climate-Driven Vegetation Mortality. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 523-532. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.003>
- [27] Anderegg, W.R.L., *et al.* (2013) Consequences of Widespread Tree Mortality Triggered by Drought and Temperature Stress. *Nature Climate Change*, **3**, 30-36. <https://doi.org/10.1038/nclimate1635>
- [28] Hartmann, H., Ziegler, W., Kolle, O., *et al.* (2013) Thirst Beats Hunger-Declining Hydration during Drought Prevents Carbon Starvation in Norway Spruce Saplings. *New Phytologist*, **200**, 340-349. <https://doi.org/10.1111/nph.12331>
- [29] Mitchell, P.J., *et al.* (2013) Drought Response Strategies Define the Relative Contributions of Hydraulic Dysfunction and Carbohydrate Depletion during Tree Mortality. *New Phytologist*, **197**, 862-872. <https://doi.org/10.1111/nph.12064>
- [30] 段洪浪, 吴建平, 刘文飞, 等. 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理[J]. 林业科学, 2015, 51(11): 113-120.
- [31] Sperry, J.S., *et al.* (1988) A Method for Measuring Hydraulic Conductivity and Embolism in Xylem. *Plant, Cell & Environment*, **11**, 35-40. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1988.tb01774.x>

- [32] Jansen, S., Choat, B. and Pletsers, A. (2009) Morphological Variation of Intervessel Pit Membranes and Implications to Xylem Function in Angiosperms. *American Journal of Botany*, **96**, 409-419. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800248>
- [33] Zwieniecki, M.A. and Holbrook, N.M. (1998) Diurnal Variation in Xylem Hydraulic Conductivity in White Ash (*Fraxinus americana* L.), Red Maple (*Acer rubrum* L.) and Red Spruce (*Picea rubens* Sarg.). *Plant Cell and Environment*, **21**, 1173-1180. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00342.x>
- [34] Salleo, S., Nardini, A., Pitt, F., et al. (2000) Xylem Cavitation and Hydraulic Control of Stomatal Conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell & Environment*, **23**, 71-79. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00516.x>
- [35] Delzon, S., et al. (2010) Mechanism of Water-Stress Induced Cavitation in Conifers: Bordered Pit Structure and Function Support the Hypothesis of Seal Capillary-Seeding. *Plant, Cell & Environment*, **33**, 2101-2111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02208.x>
- [36] Meinzer, F.C., Johnson, D.M., Lachenbruch, B., et al. (2009) Xylem Hydraulic Safety Margins in Woody Plants: Coordination of Stomatal Control of Xylem Tension with Hydraulic Capacitance. *Functional Ecology*, **23**, 922-930. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01577.x>
- [37] Tyree, M.T. and Zimmermann, M.H. (2002) Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- [38] Zwieniecki, M.A. and Holbrook, N.M. (2009) Confronting Maxwell's Demon: Biophysics of Xylem Embolism Repair. *Trends in Plant Science*, **14**, 530-534. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.07.002>
- [39] Zwieniecki, H. (1999) Embolism Repair and Xylem Tension: Do We Need a Miracle? *Plant Physiology*, **120**, 7-10. <https://doi.org/10.1104/pp.120.1.7>
- [40] Holbrook, Z.N.M. (2000) Bordered Pit Structure and Vessel Wall Surface Properties. Implications for Embolism Repair. *Plant Physiology*, **123**, 1015-1020. <https://doi.org/10.1104/pp.123.3.1015>
- [41] Timo, V., Teemu, H., Martti, P., et al. (2003) Refilling of a Hydraulically Isolated Embolized Xylem Vessel: Model Calculations. *Annals of Botany*, **91**, 419-428. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg022>
- [42] Brodersen, C.R., Mcelrone, A.J., Choat, B., et al. (2013) *In Vivo* Visualizations of Drought-Induced Embolism Spread in *Vitis vinifera*. *Plant Physiology*, **161**, 1820-1829. <https://doi.org/10.1104/pp.112.212712>
- [43] Secchi, F., et al. (2020) Chemical Inhibition of Xylem Cellular Activity Impedes the Removal of Drought-Induced Embolisms in Poplar Stems—New Insights from Micro-CT Analysis. *New Phytologist*, **229**, 820-830.
- [44] Tomasella, M., Petrusa, E., Petruzzellis, F., et al. (2020) The Possible Role of Non-Structural Carbohydrates in the Regulation of Tree Hydraulics. *International Journal of Molecular Sciences*, **21**, 144. <https://doi.org/10.3390/ijms21010144>
- [45] Nardini, A., Gullo, M. and Salleo, S. (2011) Refilling Embolized Xylem Conduits: Is It a Matter of Phloem Unloading? *Plant Science*, **180**, 604-611. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.011>
- [46] Patrizia, T. andrea, N., Lo, G., et al. (2015) Diurnal Changes in Embolism Rate in Nine Dry Forest Trees: Relationships with Species-Specific Xylem Vulnerability, Hydraulic Strategy and Wood Traits. *Tree Physiology*, **35**, 694-705. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv049>
- [47] Silva, E.N., Ferreira-Silva, S.L., Viégas, R.A., et al. (2010) The Role of Organic and Inorganic Solutes in the Osmotic Adjustment of Drought-Stressed *Jatropha curcas* Plants. *Environmental & Experimental Botany*, **69**, 279-285. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.001>
- [48] Hartmann, H., Ziegler, W. and Trumbore, S. (2013) Lethal Drought Leads to Reduction in Nonstructural Carbohydrates in Norway Spruce Tree Roots But Not in the Canopy. *Functional Ecology*, **27**, 413-427. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12046>
- [49] Yoshimura, K., Saiki, S.T., Yazaki, K., et al. (2016) The Dynamics of Carbon Stored in Xylem Sapwood to Drought-Induced Hydraulic Stress in Mature Trees. *Scientific Reports*, **6**, Article No. 24513. <https://doi.org/10.1038/srep24513>
- [50] Tomasella, M., Nardini, A., et al. (2017) Post-Drought Hydraulic Recovery Is Accompanied by Non-Structural Carbohydrate Depletion in the Stem Wood of Norway Spruce Saplings. *Scientific Reports*, **7**, Article No. 14308. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14645-w>
- [51] Liu, J.X., et al. (2019) Corticular Photosynthesis Drives Bark Water Uptake to Refill Embolized Vessels in Dehydrated Branches of *Salix matsudana*. *Plant, Cell & Environment*, **42**, 2584-2596. <https://doi.org/10.1111/pce.13578>